第34卷 第3期 昆 虫 学 报 Vol. 34, No. 3
1991年 8 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Aug., 1991

褐稻虱求偶鸣声和交尾行为*

张 志 涛
(中国水稻研究所，杭州 310006)
殷 柏 涛 陈 伦 裕
(杭州应用声学研究所，杭州 311400)
R. C. Saxena
(国际水稻研究所，菲律宾马尼拉 933 信箱)

摘要 褐稻虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 成虫交尾前均发出由固体介质(寄主植株)传播的声信号，用于个体间联系。信号产生于伴随腹部振动的摩擦发声过程，具有种的专一性，能联络、识别同种异性个体，刺激性兴奋和为雄虫寻觅雌虫定向，对求偶和完成交尾具有重要意义。为害水稻的与为害李氏禾属杂草 *Leersia hexandra* (Swartz) 的生物型之间，鸣声声学特征存在明显差异，构成型间杂交的某些障碍；而为害水稻的四种生物型之间无显著差异。

关键词 褐稻虱 求偶鸣声 交尾行为

褐稻虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 广泛分布在南亚、东亚、东南亚、澳大利亚北部和南太平洋群岛，是 *Nilaparvata* 属15种飞虱中唯一以亚洲栽培稻 *Oryza sativa* L. 为主要寄主，并引起严重为害和经济损失的种类。

Ossiannilsson (1949) 对头吻亚目 (Auchenorrhyncha) 在瑞典的79种昆虫进行了研究，指出该亚目的多数种类能鸣叫或发出微弱的声信号，用于个体间通讯。其后，这个领域的研究并未能超过 Ossiannilsson 的研究范围，且多集中于鸣声响亮的大型种类——蝉的研究。有关褐稻虱的研究仅见于 Ichikawa 等 (1974、1975、1977); Mitomi 等 (1984)和 Claridge (1983, 1985 a-c) 等报道，肯定褐稻虱雌、雄成虫都能振动腹部，发出由固体介质传递的振动信号，用于交尾前的个体间联系。声学分析仅限于信号波形和脉冲重复频率 (PRF) 的比较，结果显示出褐稻虱与白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horváth) 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallen) 之间 (Ichikawa, 1975)，及褐稻虱生物型或地理种群之间(Claridge, 1985 a、b、c) 的差异，但尚未见信号频率分布 (Spectrum) 和主振频率 (MVF) 研究，以及关于雄虫第二种鸣声的报道。

飞虱交尾时间短暂，很多长期从事稻飞虱研究的人未曾见过其交尾。由于掌握了求偶鸣声监听和重放技术，使在实验条件下观察、研究交尾行为成为可能。这对于进一步认

本文于1989年1月收到。
* 国家自然科学基金资助项目。
本研究得到李光博、郭予元研究员，管致和、杨集昆教授，及国际水稻研究所 M. D. Pathak 博士的指导和帮助，谨致谢忱。

识鸣声的作用，以及褐稻虱的繁殖规律具有一定学术价值和现实意义。本文报道的是笔者近年来对褐稻虱求偶鸣声和交尾行为的研究结果。

材料和方法

试虫取自中国水稻研究所和国际水稻研究所养虫室。将5龄若虫分雌、雄隔离羽化，每日两次吸取初羽化成虫，按性别和羽化日期分别笼罩饲养至4—5日龄，供各试验选用。

观察交尾行为和记录求偶鸣声：取40日秧龄台中一号（TN1）稻株，切除土表10cm以上部份，基部移植至小陶盆(直径6 cm，高6 cm）中。研究李氏禾褐稻虱时，则将一株10日龄分蘖的 *L. hexandra* 与稻株绑在一起，作同样处理。稻株罩在透明塑料观察笼（直径4 cm，高6 cm）内。笼顶盖用人造海棉片制成，中央有小孔，植株由小孔伸出笼顶2—4 cm。试虫置于笼内稻株上，通过水平安置的双筒解剖镜进行细微观察或摄影。

褐稻虱系由腹部振动带动摩擦发声器摩擦发声。摩擦发声器位于雌、雄成虫胸腹结合部两侧，由骨化程度增高的后足基节后基片和第三腹节侧腹板两侧向斜前方延伸形成的圆瓣状腹片组成。后基片顶部表面和腹片下表面均密布矩形几丁质片状突起，形成发声器的两个摩擦面：基节摩擦面和腹部摩擦面。褐稻虱鸣叫时腹部沿背、腹方向上下振动，带动腹片往返摩擦后基片顶部，使后基片振动。鸣声(实质上是一种机械振动)信号经足(或口器)传到寄主植株上。

监听和记录鸣声采用装有特制前置放大电路的晶体拾音器(中华(FD-106))和盒式磁带录音机 Sharp GF-888（系统通带30—14000 Hz，频响不均匀性小于 ±3 db，信噪比大于50 db)。拾音器触针象留声机那样安放在插入稻杆顶端的金属钉上。播放鸣声录音采用盒式单放机，以金属丝或竹丝（直径约1 mm）连接耳机振膜与稻杆。检测距离2.5—10 cm，稻株尚未拔节。试验在隔音、隔振环境中进行。室温为28—30℃。

观察对鸣声的趋声反应：盆栽 TN1 单株，摘去黄叶，保留基部两片完整叶，上部切除，其他处理同上述。将三盆稻株一字排列在隔振海棉垫上。监听和放音系统安装在右侧稻株上。试验距离(沿稻株)约40 cm。

声学分析采用数字信号处理机（7T17），或将信号检波、滤波后输入笔式记录仪(Rikadenki R-22)，绘出包络，作脉冲重复频率分析。

试 验 结 果

一、交尾行为及鸣声在求偶过程中的作用

若虫不鸣叫。28—32℃，羽化次日遇异性鸣声刺激便能鸣叫。鸣叫随虫龄增长逐渐增多，持续时间延长。羽化4—5天，雌、雄虫均已性成熟，鸣叫达到高潮。雌虫常连续鸣叫数分钟之久，个别超过20分钟。若无交尾机会，这种情形将延续一周左右，方渐减少。下午和晚间鸣叫较频繁。气温低于20℃，鸣叫明显减少，鸣声低沉无力。虫口密度高时，异性的影响使雌虫在羽化后24小时内便可能鸣叫，随即交尾。密度低时鸣叫稍晚，雌虫须以鸣声呼唤雄虫到来才可能交尾。

交尾并不难观察。将雌虫单独置于观察笼内稻株上，稍等片刻或播放雄虫鸣声录音

刺激。待雌虫鸣叫引入雄虫，雄虫将循鸣声很快找到雌虫。相遇后，雄虫不时扇动双翅，双方交替发出短暂的鸣声，经 1—3 分钟，雄虫掉转向后从侧面向雌虫伸出腹部，雌虫则略抬高腹部接受交尾。交尾时间短暂，仅 92.6±19.5 秒。雄虫可多次交尾。雌虫交尾后即停止鸣叫，常左右摆动腹部拒绝求偶。据观察，约 31.3% 的雌虫经过产卵在交尾后的 8—11 天再次鸣叫并交尾，交尾后又产出部分卵。曾有一头雌虫在二次交尾后的第 6 天发生第三次鸣叫及交尾。可见，褐稻虱产卵量随时间的分布应有两个以上的峰。

鸣声的作用可概括为：联络、识别同种异性个体，刺激性兴奋，及为雄虫寻觅雌虫起定向作用。这在以下试验中得到进一步证实。

1. 将雌虫单独置于观察笼内稻杆上，稍等片刻或播放雄虫鸣声录音刺激，待其鸣叫，再将一头雄虫放在笼内土面上，观察试虫的反应。约 97.9% 的雄虫听到雌虫鸣声后立即骚动起来，并以鸣声相和。其中，起步即对着声源方向的占 93.6%，爬上稻杆后能顺利找到雌虫的占 54.6%。

2. 分别将雌虫或雄虫单独置于观察笼内稻杆上，从稻杆顶端播放鸣声录音，观察试虫的反应。约有 95.8% 的雌虫和 91.7% 的雄虫以鸣声与同种异性鸣声相和，而对异种飞虱鸣声或音乐无反应。83.3% 的雄虫在播放雌虫鸣声时表现激动，边叫边来回爬动搜寻声源，其中 92.5%起步时能对着声源方向。雌虫在播放雄虫鸣声后有位移的仅占 39.6%，且与雄虫行为有明显区别，位移很少超过 5 cm。

3. 利用观察趋声反应的设置，中间小笼内稻株上放 10 头雄虫，右侧小笼内放 2—3 头雌虫作鸣声源，左侧空白作对照。当相邻稻株叶片分离(例如，相距 1—2 mm) 时，雄虫对雌虫鸣声无反应。叶片搭接后，雌虫一旦鸣叫，雄虫立即骚动起来，边叫边来回爬动搜寻雌虫。此时移去中间小笼的顶盖，雄虫便在雌虫鸣声引导下爬向右侧稻株。若雌虫停止鸣叫，雄虫的运动常随即停止，直至雌虫再次鸣叫后才又复运动。在叶片搭接处，40—70% 的雄虫能顺利找到通向雌虫的方向。雄虫到达右侧小笼后，在笼面上爬来爬去，似拟钻入与雌虫交尾。与此同时，并无雄虫爬到左侧对照稻株上。播放鸣声录音代替雌虫作鸣声源，结果相似(表 1)。用雄虫鸣声引诱雌虫，雌虫仅以鸣声相和，经一昼夜仍在原位置或其附近。

表 1　检验褐稻虱雄虫对雌虫鸣声趋性的试验结果：试验进行 20 分钟后，雄虫在三株盆栽稻株上的分布

鸣声源设置	原中间稻株上的雄虫数	20 分钟后雄虫在三株稻株上的分布(%)*		
		左	中	右
1. 右：鸣叫褐稻虱雌虫 左：空白 (CK)	褐稻虱雄虫10头	0	7.0±11.6	93.0±11.6
2. 右：播放褐稻虱雌虫鸣声录音 左：空白 (CK)	褐稻虱雄虫10头	0	12.0±16.2	88.0±16.2
3. 右：鸣叫褐稻虱雌虫 左：鸣叫白背飞虱雌虫	褐稻虱雄虫 3 头和白背飞虱雄虫 3 头	0 100.0±0	0 0	100.0±0 0

* n = 10

在不同试验距离上测定试虫对鸣声有反应的距离(沿稻株)为 60—80 cm，个体间存

在较大差异。播放录音,反应距离可随提高音量而有所增加。

4. 选择对雌虫鸣声敏感的褐稻虱雄虫和白背飞虱雄虫各3头，混合后置于中间小笼内稻株上，左、右侧小笼内分别放2—3头白背飞虱雌虫和2—3头褐稻虱雌虫作鸣声源,其余同上述。当两种飞虱雌虫鸣叫时将中间笼顶盖移去,两种雄虫便各自在鸣声的引导下爬向同种雌虫所在一侧稻株。多次重复,无一差错。播放录音代替雌虫,结果亦相同(表1)。

二、鸣声的声学特征

雌虫鸣声较单调,由一串声强和重复频率稳定的密集脉冲(解调后为所含载波并非单频的包络)组成,其重复频率约20 Hz (图1 a)。频谱较宽,其主振频率约200 Hz(图1b)。个体之间主振频率存在一定的差异,分布范围为196.4—347.7 Hz。同时，同一个体的若干次鸣叫间也略有变化,但同一次鸣叫的频率分布则相当稳定。

雄虫鸣声有两种:

第一种鸣声较常见,发生在呼唤雌虫或两性相遇后,系雄虫基本鸣声。由若干周期性重复的典型音节组成(图1 c)，每音节延续4—6秒，并分为三部分。前端0.3—0.6秒含3—10个密集脉冲(图1 c—a)，频谱较宽，主振频率约250 Hz (图1 d)。中部1.3—1.8秒近似连续(图1 c—b)。值得注意的是,此段信号的频谱极窄,且相当稳定，主振频率约250 Hz (图1 e)，即近似正弦振动的单音。后部通常由1—5个宽脉冲组成(图1 c—c)。脉冲间隔0.5秒左右,强度和宽度常依次递减，或伴有颤音。频谱亦较宽，主振频率约250 Hz (图1 f)。可见,这三部分的波形结构虽有明显差异,但主振频率相近。个体之间主振频率存在一定差异,分布范围为209.0—677.7 Hz。

第二种鸣声似易发生在雄虫聚集时。据观察，2—5头雄虫聚集，发出第二种鸣声占总观察次数的44.7%；单个雄虫发出第二种鸣声的占12.6%；雄虫中混有雌虫时占8.7%;而一雌一雄成对时，尚未发现有第二种鸣声。其生物学含意尚不清楚。第二种鸣声亦由周期性重复的典型音节组成（图1g)，每音节延续0.5—0.7秒，分两部分。前部0.4—0.5秒为近似连续的等幅声脉冲(图1g—d)。后部0.1—0.2秒则由2—3个宽度为40—50毫秒的脉冲组成(图1g—e)。这种鸣声频谱较宽,其主振频率约317 Hz，并含数个次峰值(图1 h)。

三、生物型鸣声的差异

褐稻虱生物型系指其种内对寄主致害特性不同的种群。笔者对国际水稻研究所饲养的生物型 I(B1)、II(B2)、III(B3)、棉兰佬生物型(BM)和李氏禾褐稻虱(BL)的鸣声进行了研究。上述五种生物型在菲律宾是同域的,前四种为害水稻,在不同水稻品种上致害特性表现出差异,而后者则为害稻地常见杂草——假稻*L. hexandra*。

BL 鸣声的波形、脉冲重复频率及频谱与B1、B2、B3及BM明显不同，而四种为害水稻的生物型之间差异不显著。BL 雌虫鸣声（图2 c）脉冲重复频率约4.8 Hz，平均为 6.4 ± 0.9 Hz，而 B1—3 及 BM 各型平均值分布范围为19.4—19.9 Hz，图2 A 示B1 雌虫鸣声约17 Hz。BL 雌虫鸣声脉冲重复频率明显低于 B1—3 及 BM（图3 B)。BL 雄虫鸣声（图2 D）典型音节具有与B1—3 及 BM（图2 B）相似的a、b、c三部分，但前端明显增加了s段,其含数个低重复频率的脉冲,重复频率约4.3 Hz，充分显示出类

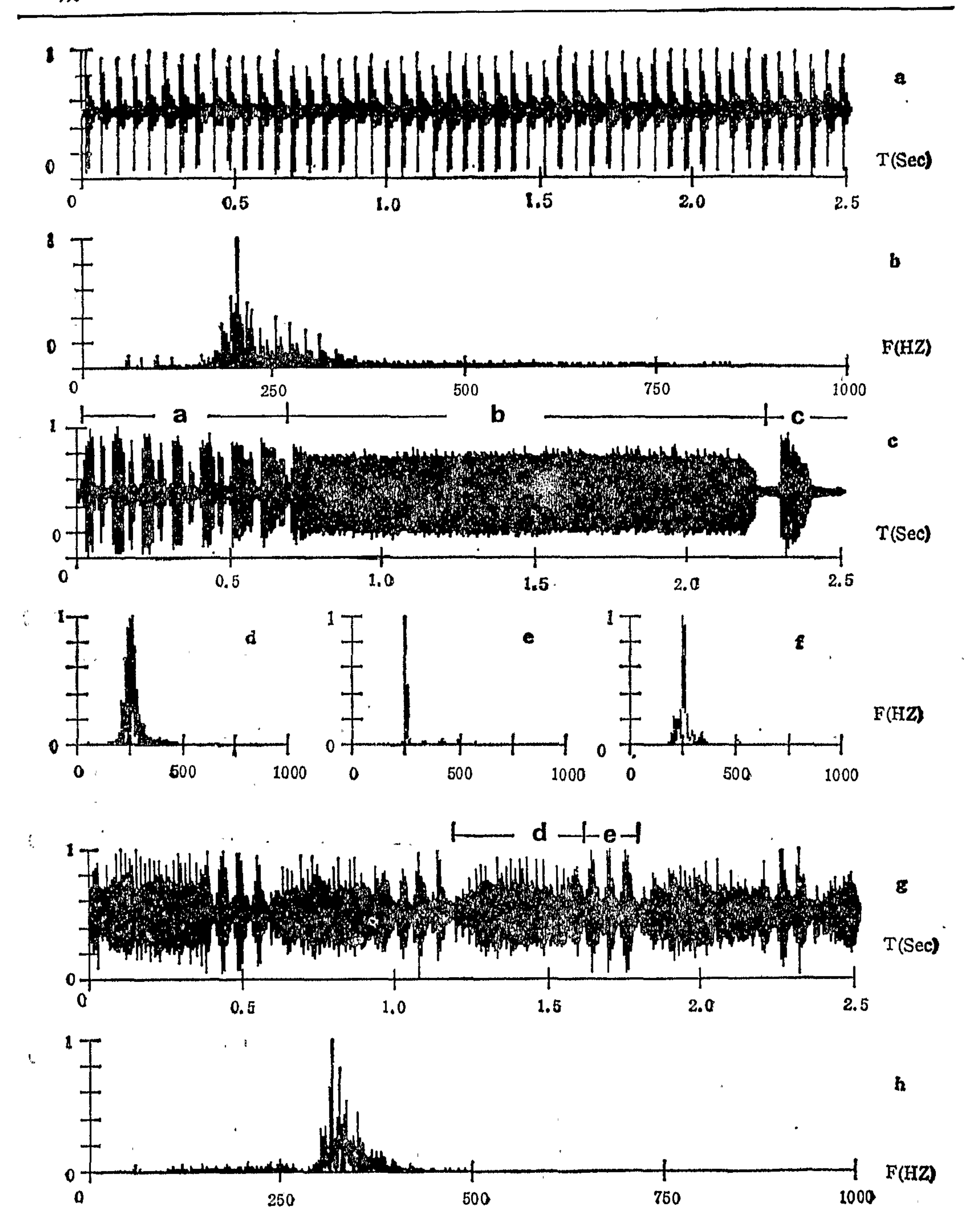


图 1　褐稻虱（生物型 I）鸣声波形和频率分布
a. 雌虫鸣声波形； b. 雌虫鸣声频谱； c. 雄虫第一种鸣声波形； d、e、f 第一种； a、b、c 三段局部频谱； g. 雄虫第二种鸣声波形； h. 第二种鸣声频谱

似雌虫鸣声的特征。图 2 D 中 BL 鸣声 b 部脉冲重复频率平均为 92.6±5.7 Hz，明显高于图 2 B 中 B1—3 及 BM，后者各型平均值分布范围为 74.8—81.3 Hz（图 3 A）。c 部常为单个脉冲，显著少于 B1—3 及 BM（图 2B、D）。BL 雌、雄虫鸣声主振频率均在

5% 水平上，显著高于 B1—3 和 BM (表 2)，但雄虫个体差异较大，标准差 (144.9Hz)比 B1—3 和 BM(12.9—65.4Hz) 高 2.2—11.2 倍。

表 2 褐稻虱求偶鸣声的主振频率 (单位: Hz)

试虫	雄虫鸣声 (b 段)		雌虫鸣声	
	分布	平均值*	分布	平均值*
李氏禾褐稻虱	271.5—677.7	355.3 a	285.2—347.7	313.3 a
生物型 I	224.6—384.8	279.5 b	196.4—281.3	241.5 c
生物型 II	222.7—259.8	240.2 b	201.2—293.0	240.2 c
生物型 III	222.7—388.7	266.8 b	205.1—333.9	276.6 b
棉兰佬生物型	209.0—375.0	245.1 b	214.8—289.1	258.1 bc

* $n = 13$

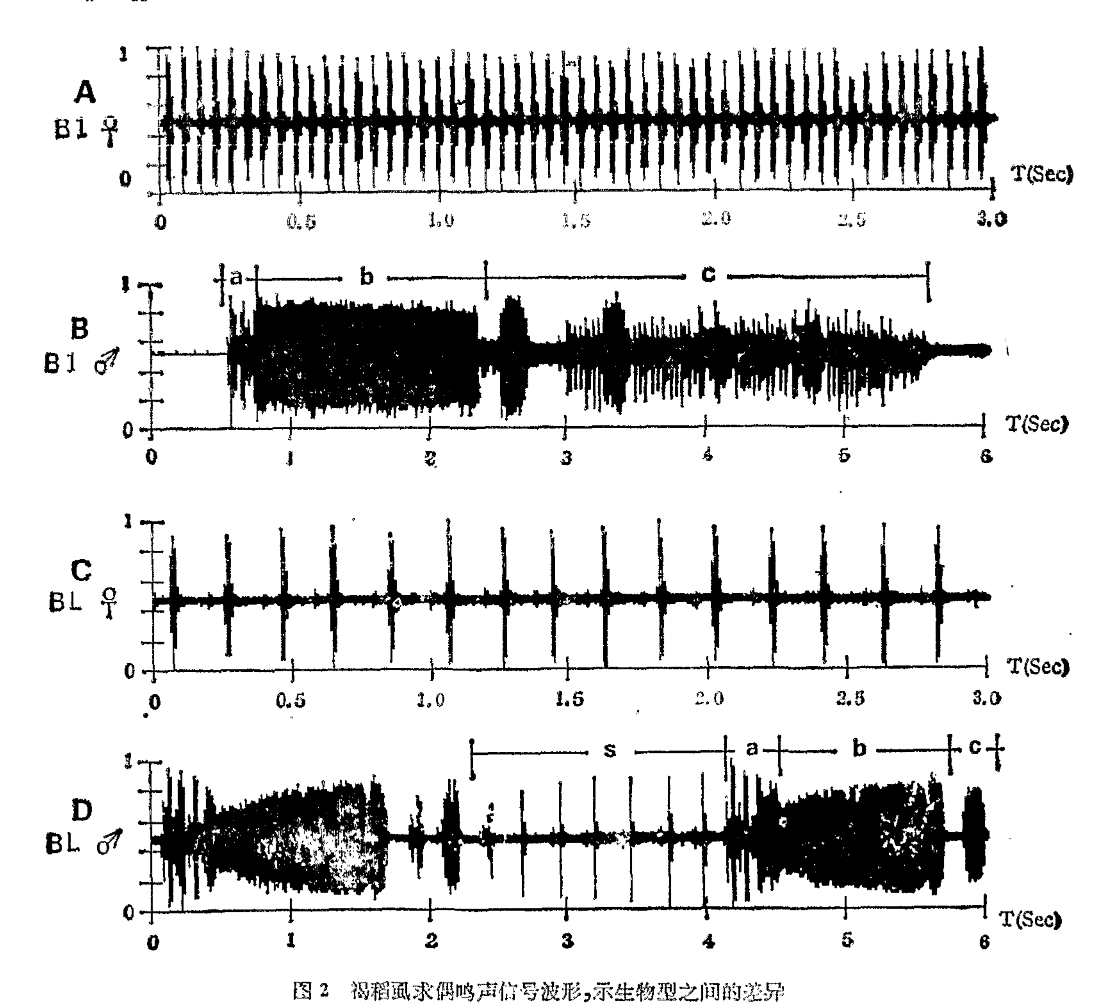


图 2 褐稻虱求偶鸣声信号波形，示生物型之间的差异
A. 生物型 I (B1) 雌虫鸣声； B. 生物型 I (B1) 雄虫第一种鸣声； C. 李氏禾生物型 (BL) 雌虫鸣声； D. 李氏禾生物型 (BL) 雄虫第一种鸣声

为害水稻的四种生物型之间，雌、雄虫对异型异性鸣声的反应均正常。然而，BL 雌、

雄成虫对异性 B1 鸣声仅分别有 78.0% 和 32.0% 以鸣声相和，雄虫激动程度也明显降低；B1 雌、雄成虫对异性 BL 鸣声分别有 86.0% 和 44.0% 以鸣声相和。BL 与 B1 之间选择性明显，即雄虫均各自趋向同型雌性鸣声，对异型鸣声不敏感。

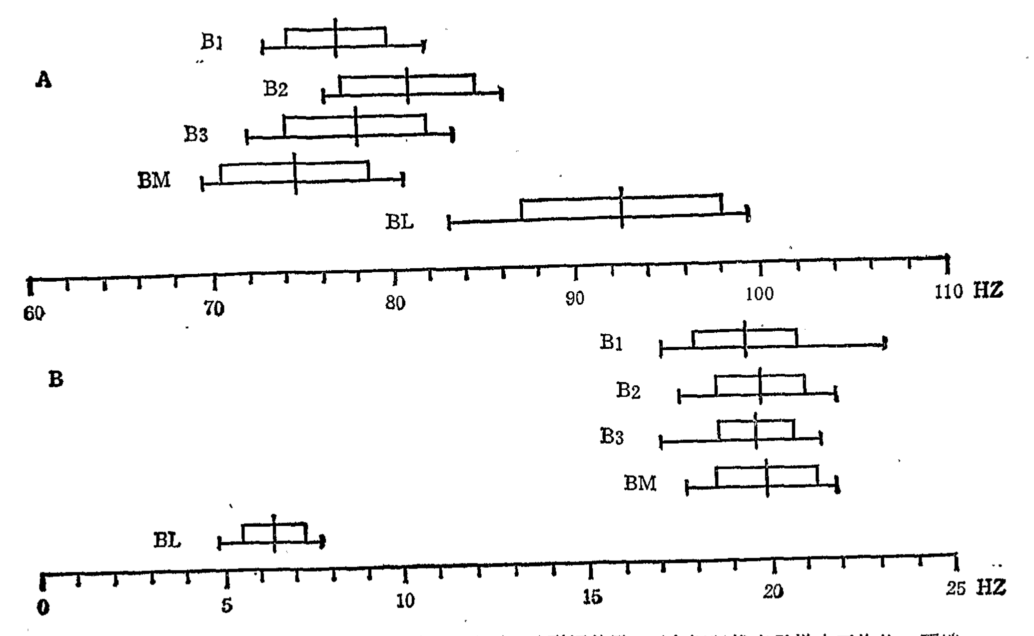


图 3　褐稻虱五种生物型求偶鸣声脉冲重复频率，示型间差异。（中间竖线表示样本平均值，两端竖线表示极值，封闭的长方形表示正、负各一个标准差）
A. 五种生物型雄虫鸣声 b 段；　B. 五种生物型雌虫鸣声

在无选择条件下，BL 雌虫与 B1 雄虫半小时成功交尾率为 25.7±1.3%；反之，为 8.8±1.0%。在有选择条件下，当 B1 雄虫与 BL 雄虫（选用不同体色，如 B1 褐色，BL 黑色）的混合比达到 7:1 以上时，BL 雌虫可与 B1 雄虫交尾，半小时成功交尾率为5.6—8.3%；反之，即使 BL 雄虫中混有一头 B1 雄虫，B1 雌虫总是被同型雄虫抢先交尾。

结 果 和 讨 论

一、鸣叫是求偶行为。鸣声具有联络、识别同种异性个体，刺激性兴奋和为雄虫寻觅雌虫定向的作用，是一种求偶信号。以往的研究表明飞虱科（Delphacidae）昆虫缺少性外激素，求偶鸣声似弥补了这项不足，有类似性外激素的生物学意义。Ichikawa 等（1974、1977）认为鸣声有刺激性兴奋和为雄虫寻觅雌虫定向两种作用。Claridge（1985 a）则认为，雄虫受雌虫鸣声刺激产生性兴奋，从而积极地在周围来回爬动，但与雌虫相遇具随机性。笔者注意到确有约 41.7% 的雄虫在雌虫附近几经周折才与雌虫相遇，但这并不足以否认鸣声为雄虫定向。恰恰相反，雄虫对雌虫鸣声的趋性在整个求偶过程中十分明显。为什么会出现上述情形？飞虱可能通过足的感觉接收鸣声信号，但足又是运动器官，爬动势必影响其同时感觉鸣声信号。另外，飞虱应根据六只足感觉到的信号相位差确定声源方向，但在声源附近相位差常有扰动。这些可能是运动中的雄虫在雌虫附近反而容易弄错方向的原因。

二、褐稻虱鸣声的声学特征与其他飞虱，例如白背飞虱 *S. furcifera*、灰飞虱 *L. striatellus* 和稗飞虱 *S. longifurcifera* 等各不相同，具种的专一性。一种飞虱仅对同种异性鸣声敏感。

褐稻虱为害水稻的与为害李氏禾的生物型之间，鸣声也存在差异，双方对异型鸣声的敏感性明显降低，形成型间杂交的某些障碍。

三、鸣声信号微弱，试虫可感觉距离(沿稻株)仅 60—80 cm。然而，对于体型微小的飞虱却具有重要意义，鸣声使飞虱(视觉)可感觉空间扩展了 2—3 个数量级。常可看到雄虫距不鸣叫雌虫仅数厘米但不能立刻发现它，根据鸣声却可以很快找到雌虫所栖的稻丛，甚至相邻稻丛上愿意交尾的雌虫。在虫口密度低时，鸣叫将大大提高飞虱发现异性的机率。

四、飞虱鸣声的收集、分析和计算机模式识别有可能应用于飞虱科(Delphacidae)昆虫种间或种以下单元的鉴别分类。同时，播放鸣声录音或模拟声诱集雄虫，或用以干扰其正常的求偶过程，在稻飞虱的预测预报和物理防治中也存在着应用的可能性。

五、试虫鸣声是沿足(有时包括刺入植株的口器)和寄主植株传递的。这些介质实际上构成一系列机械滤波器，检测距离和植株特性对鸣声的频率特性会有一定的影响。但是由检测距离从 2.5—10 cm 延到 40 cm 的测定结果来看，其鸣声的频谱特性差异尚不显著。因此，实验中植株的新鲜程度、几何尺寸、试虫位置等较一致时，介质的机械滤波作用对鸣声特性的影响不大。在趋声反应实验中，作为声源的试虫发出的鸣声或播放的鸣声录音，经约 40 cm 稻株的传递，与被观察试虫接收到的声信号之间可能有一定的差异，这还有待进一步进行模拟测定。

参 考 文 献

Claridge, M. F. 1983 Acoustic Signals and Species Problems in the Auchenorrhyncha. In Proceedings of the First International Workshop on Leafhoppers and Planthoppers of Economic Importance (Ed. by W. J. Knight, N. C. Pant, T. S. Robertson & M. R. Wilson). London, 4—7 October 1982. London: Commonwealth Institute of Entomology.

Claridge, M. F. 1985a Acoustic signals in the Homoptera: Behavior, Taxonomy, and Evolution. *Ann. Rev. Entom.* 30: 297—317.

Claridge, M. F., J. Den Hollander & J. C. Morgan 1985b. Variation in courtship signals and hybridization between geographically definable populations of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Biological Journal of the Linnean Society* 24: 35—49.

Claridge, M. F. 1985c Acoustic behavior of leafhoppers and planthoppers: Species problems and specification. pp. 103—125. In: The Leafhoppers and Planthoppers (Ed. by L. R. Nault and J. G. Rodriguez). John Wiley & Sons Inc. Toronto, Canada. 500 p.

Ichikawa, T. & S. Ishii 1974 Mating signal of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae): Vibration of the substrate. *Applied Entomology and Zoology* 9: 196—8.

Ichikawa, T., M. Sakuma & S. Ishii 1975 Substrate vibrations: mating signals of three species of planthoppers which attack the rice plant. *Appl. Entom. Zool.* 10: 162—71.

Ichikawa, T. 1977 Sexual communications of planthoppers. The Rice Brown Planthopper (Compiled by Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region). August, 1977, Agriculture Building, 14 Wen Chow Street, Taipei, Taiwan, China.

Mitomi, M., T. Ichikawa & H. Okamoto 1984 Morphology of the vibration-producing organ in adult rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entom. Zool.* 19(4): 407—17.

Ossiannilsson, F. 1949 Insect Drummers. A study on the morphology and function of the sound-producing organ

of swedish Homoptera Auchenorrhyncha with notes on their sound-production. *Opusc. Entomol. Suppl.* **10**: 1—145.

COURTSHIP SIGNALS AND MATING BEHAVIOUR OF RICE BROWN PLANTHOPPER, *NILAPARVATA LUGENS* (STÅL)

ZHANG ZHI-TAO

(*China National Rice Research Institute, Hangzhou* 310006)

YIN BAI-TAO　CHEN LUN-YU

(*Hangzhou Applied Acoustic Research Institute, Hangzhou* 311400)

R. C. SAXENA

(*International Rice Research Institute, P. O. Box* 933, *Manila, Philippines*)

Prior to copulation, both males and females of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), communicate by emitting substrate-transmitted acoustic signals by the stridulating organs. The specific signals play an important role in successful mating as they induce excitation of both sexes and orientation of the male to the female.

Courtship signals of the rice-infesting biotypes of *N. lugens* differ from those of the *Leersia*-infesting *N. lugens* population in wave pattern, pulse repetition frequencies, and main vibration frequencies, which seem to be pre-mating barriers in hybridization between the two host associated populations. However, no significant difference in courtship signals was found among the four rice-infesting biotypes.

Key words　*Nilaparvata lugens*——courtship signal——mating behaviour